昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*，December 2004，47(6)：787－792　　ISSN 0454-6296

鸡嗉果榕榕小蜂产卵时序与种群数量分析

甄文全[1,2]，黄大卫[1,3]*，杨大荣[4]，朱朝东[1]

(1.中国科学院动物研究所，北京　100080；2.中国科学院研究生院，北京　100039；
3.山东农业大学植物保护学院，山东泰安　271018；4.中国科学院西双版纳热带植物园，昆明　650223)

摘要：榕树与传粉榕小蜂的互惠共生体系被多种非传粉榕小蜂利用。在同一个榕果中，具有较高种群密度的传粉榕小蜂和多种非传粉榕小蜂生存在一起并相互作用。通过野外观察和采样分析的方法，对鸡嗉果榕内5种榕小蜂(传粉榕小蜂 *Ceratosolen gravelyi*；非传粉榕小蜂 *Apocrypta* sp.，*Philotrypesis dunia*，*Platyneura cunia* 和 *Sycoscapter trifemmensis*)的产卵行为进行了研究。结果证明，鸡嗉果榕内生活的各种榕小蜂通过比较严格的产卵时序在榕果内产卵以占领不同的生态位，这反映了这些榕小蜂各自的生物学特性。自然种群数量分析表明，单个非传粉榕小蜂物种的种群数量几乎不与传粉榕小蜂种群数量呈负相关，而所有非传粉榕小蜂物种的种群个体总量与传粉榕小蜂的种群个体数呈正相关，这可能是多个物种共存于单个榕果内的进化适应。

关键词：榕树；榕小蜂；产卵；产卵时序；物种共存

中图分类号：Q965.8　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2004)06-0787-06

Fig wasps associated with *Ficus semicordata*: oviposition timing and their population relationship

ZHEN Wen-Quan[1,2], HUANG Da-Wei[1,3]*, YANG Da-Rong[4], ZHU Chao-Dong[1] (1. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China; 2. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China; 3. Plant Protection College, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China; 4. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China)

Abstract: Fig/fig pollinator mutualistic systems are exploited by non-pollinating fig wasps (NPFWs). Within a syconium, pollinators and non-pollinators are interacting with each other in high-density populations. We studied 5 species in the syconia of *Ficus semicordata* including the pollinator *Ceratosolen gravelyi*, and NPFWs *Apocrypta* sp., *Philotrypesis dunia*, *Platyneura cunia* and *Sycoscapter trifemmensis*. These fig wasps lay eggs into a syconium in a strict oviposition timing, for occupying the diverse niches, which reflect their different biological traits. The population size of the single non-pollinating fig wasp (NPFW) species hardly shows the negative correlations with pollinator's. The total population size of all NPFWs is positively correlated to the pollinator's. It might be the evolutionary adaptation for coexistence of the many species within a syconium.

Key words: *Ficus*; fig wasps; oviposition; oviposition timing; species coexistence

每种榕树一般有一种传粉榕小蜂与之共生(Ramirez，1970；Janzen，1979；Wiebes，1979；Berg and Wiebes，1992；Weiblen，2002；Molbo *et al*.，2003)；除了与它的传粉榕小蜂共生外，每种榕树还供养着许多种非传粉榕小蜂(non-pollinator fig wasp，NPFW)，有的甚至多达29种(Compton and Hawkins，1992)。显然，这些非传粉榕小蜂已经适应了榕果这样特殊的生境。这种适应可反映在形态上，如在果外产卵的雌蜂具有很长的产卵器，以便能够穿过厚厚的果壁，将卵产于果内小花的子房中；再如非传粉榕小蜂的雄蜂如同传粉榕小蜂的雄蜂一样无翅，在果内可以行动自如。这种适应还反映在生活史上，如有些非

基金项目：国家自然科学基金委重点项目(30330090)；中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-SW-105)；国家基础科学人才培养基金(NSFC-J0030092)

作者简介：甄文全，男，1971年生，博士研究生，主要从事榕树与榕小蜂的研究

* 通讯作者 Author for correspondence; E-mail: huangdw@ioz.ac.cn

收稿日期 Received: 2004-05-27；接受日期 Accepted: 2004-11-01

传粉榕小蜂(Sycoecinae)可以象传粉榕小蜂一样进入果内产卵。

近年来非传粉榕小蜂对榕树与榕小蜂协同进化体系稳定性的价值开始受到重视(West and Herre, 1994; Weiblen, 2002; Cook and Rasplus, 2003)。作为这个体系的两个合作者,互惠互利是它们之间的主要特征。然而,寄生者(部分非传粉榕小蜂)对榕树的生长繁殖没有提供任何好处。如果非传粉榕小蜂是传粉榕小蜂的竞争性寄生蜂,那么它将与传粉榕小蜂竞争相同的产卵资源或营养来源,这时卵产在不同的子房内。如果非传粉榕小蜂是传粉榕小蜂的寄生蜂(Parasitoid),那么它将卵产在与传粉榕小蜂同一个子房内或传粉榕小蜂幼虫体表或体内,从而使传粉榕小蜂幼虫死亡。尽管存在这种危害传粉榕小蜂利益的现象,这些非传粉榕小蜂仍普遍存在。它们存在的意义成为近些年来研究者关注的焦点。在1个榕果内,生态位的分割可能是通过榕果具有不同类型的小花、榕小蜂产卵时间的分化以及榕小蜂幼虫具有不同的食性来实现。在同一个榕果内,小花(子房)的资源是有限的,而且1个子房内最终只能育出1头榕小蜂,不管它是传粉榕小蜂还是非传粉榕小蜂。在1个花序内并不是所有的小花都发育成瘿花,在1个瘿花4周一般有4~8个败育花。这些败育花可能是这个瘿花快速发育造成的,也就是说败育花可能是瘿花营养物质的部分来源。在这种各种榕小蜂共存的复杂的体系中,虽然不容易解释这种现象的存在,但研究它们之间的相互关系却有重要的理论意义(Cook and Rasplus, 2003)。

鸡嗉果榕 *Ficus semicordata* Buch.-Ham, 为桑科 Moraceae 榕属 *Ficus* 无花果亚属 *Ficus* 的小乔木,雌雄异株,榕果生于老茎发出的结果枝上,果枝下垂至根部或伸入土中。榕果(♀)直径为 20 mm ~ 45 mm。鸡嗉果榕主要分布于东南亚,常见于田埂、路边,为热带森林生态系统中的一类先锋树种,对森林生态系统的恢复有重要作用。对雌雄异株的鸡嗉果榕上发生的榕小蜂生态学与行为学,国内仅王秋艳等(2003)进行了初步观察研究,国外还没见报道。我们对鸡嗉果榕各种榕小蜂的产卵时序进行了详细的观察,并结合种群数量分析,讨论各种榕小蜂之间的生态关系。

1 材料与方法

自 2002 年 5 月至 2003 年 6 月连续 4 个生长季,在云南省西双版纳热带植物园大门路北和路南以及园内的民族植物园的 4 株鸡嗉果榕上观察和记录各种榕小蜂访问榕果的时间与它们产卵的时间。将正在果外产卵的榕小蜂迅速用手按死,采下单果放入纱网袋内带回实验室。用解剖刀剖开花序果并测量榕果直径和壁厚(精确到 0.01 mm),同时观察榕果内子房发育情况。

在 2002 年 6 月至 9 月连续 2 个生长季(可代表 1 年)于植物园大门路北单株样树上单果收集鸡嗉果榕的榕小蜂,每次采样不少于 30 个有效果。采集将要出蜂的榕果,一般放在实验室内 1 ~ 2 天就可以出蜂,让其自然出蜂,单果收蜂。Olympus SZ 解剖镜下鉴定计数各种榕小蜂。然后,分析各榕小蜂种群数量,寻找各榕小蜂之间的数量关系。

从 2003 年 5 月开始,在 2 株鸡嗉果榕上标记 10 个榕果,测量榕果的直径生长。从刚形成小幼果开始测量,隔天测量 1 次榕果的生长,直至成熟落果。根据测量的数据绘制榕果生长曲线。

SAS 软件的 Means、GLM 和 CORR 程序对数据进行分析(SAS, 1992)。

表 1 鸡嗉果榕榕小蜂种类及其相关生物学

Table 1 Species and biology of fig wasps associated with Ficus semicordata

物种代码 Species code	亚科 Subfamily	种类 Species	雄蜂 Male	雌蜂生物学 Female biology
Poll	榕小蜂亚科 Agaoninae	窝榕小蜂 *Ceratosolen gravelyi*	无翅 Wingless	传粉榕小蜂。从榕果小孔进入果内产卵。 Pollinator. Entering the fig through the ostiole.
Phil	延腹榕小蜂亚科 Sycoryctinae	妃延腹榕小蜂 *Philotrypesis dunia*	无翅 Wingless	非传粉榕小蜂,造瘿种类。用交卵器刺穿果壁产卵于果内。 NPFW, gall-maker. Oviposit through the fig wall.
Plat	长鞘榕小蜂亚科 Sycophaginae	拉长鞘榕小蜂 *Platyneura cunia*	无翅 Wingless	非传粉榕小蜂,造瘿种类。用交卵器刺穿果壁产卵于果内。 NPFW, gall-maker. Oviposit through the fig wall.
Syco	延腹榕小蜂亚科 Sycoryctinae	伪鞘榕小蜂 *Sycoscapter trifemmensis*	无翅 Wingless	非传粉榕小蜂,寄生或者寄居者。用交卵器刺穿果壁产卵于果内。 NPFW, parasitoid or inquiline. Oviposit through the fig wall.
Apoc	延腹榕小蜂亚科 Sycoryctinae	缩腹榕小蜂属 *Apocrypta*	无翅 Wingless	非传粉榕小蜂,寄生者。用交卵器刺穿果壁产卵于果内。 NPFW, parasitoid. Oviposit through the fig wall.

2　结果分析

2.1　榕小蜂种类及生物学

观察发现，西双版纳地区的鸡嗉果榕在可为 5 种榕小蜂提供生存资源。它们均属于膜翅目小蜂总科(Hymenoptera: Chalcidoidea)。鸡嗉果榕上只有 1 种传粉榕小蜂 *Ceratosolen gravelyi*，其他 4 种均为非传粉榕小蜂(表 1)。这 5 种榕小蜂的雌雄异型明显，雌蜂均具翅；而雄虫均无翅。其中，只有传粉榕小蜂的雄蜂具有开凿出蜂孔的能力，所以，这 4 种榕小蜂发育成熟后，与传粉榕小蜂一同出蜂。

2.2　各种榕小蜂产卵时序的分化和产卵行为

对鸡嗉果榕果壁厚度调查表明，果的壁厚度无明显的增长(1.96 ± 0.16 mm，$n = 60$，$F = 2.6$，$P > 0.05$)。薄的果壁厚度可能有利于产卵器较短的榕小蜂产卵。

对鸡嗉果榕各种榕小蜂产卵时间顺序观察发现，各种榕小蜂在产卵时期上有较明显的分化；同时测量产卵果的形态特征(果直径)发现，各种榕小蜂在榕果的不同生长期依次产卵于榕果内(图 1)。

一般情况下，传粉榕小蜂 *Ceratosolen gravelyi* 最先到达正处于雌花期鸡嗉果榕的榕果。此时期果内雌花柱头层呈现紫红色，子房呈粉白色，榕果内有大的空腔，允许传粉榕小蜂在其内活动。

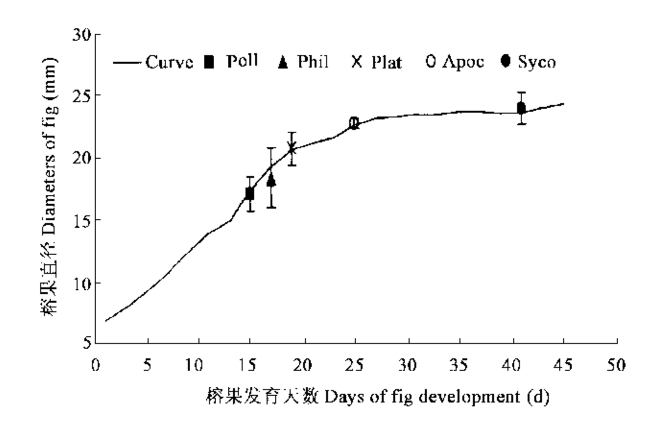


图 1　鸡嗉果榕榕果的发育曲线以及各种榕小蜂在榕果上的产卵次序

Fig. 1　The growth curve of *Ficus semicordata* fig, showing the oviposition timing of the fig wasps

图中的平均数与误差代表各种榕小蜂访问榕果时榕果直径的大小

Means and standard error in figure for the diameters of figs when fig wasps oviposit.

非传粉榕小蜂 *Philotrypesis dunia*(4.02 ± 0.33 mm，$n = 10$)继传粉榕小蜂之后第一个访问鸡嗉果榕，这一观察结果与王秋艳等(2003)明显不同。它先飞到小的榕果上，但不产卵，而在果间飞行、跳跃寻找合适的榕果，在花序口徘徊数次，以触角在小孔处触探。对果实解剖结果表明，在有 *P. dunia* 停留并无产卵行为的果内未发现亲代传粉榕小蜂，同时在有 *P. dunia* 停留并有产卵行为的榕果内，则有活的代传粉榕小蜂存在，说明 *P. dunia* 要等待传粉榕小蜂进入榕果后再产卵。对 *P. dunia* 与传粉榕小蜂交叉组合的套袋试验，结果表明，无论是否有 *P. dunia* 在其内产卵，无传粉榕小蜂进入的榕果在发育的中期全部凋落，进一步证实 *P. dunia* 产卵对传粉榕小蜂 *Ceratosolen gravelyi* 有严格的依赖性。

Platyneura cunia 是第 3 个访问榕果的小蜂，也与王秋艳等(2003)的报道不同。它的产卵鞘长度(6.1 ± 0.56 mm，$n = 4$)与 *Philotrypesis dunia*(4.02 ± 0.33 mm，$n = 10$)相当，但此时榕果直径显著增大，榕果内空腔变小。榕果内小花明显发育，呈粉红色。原位解剖 *Platyneura cunia* 在果内产卵时产卵针的情况，发现(只成功地观察到一个榕果)，产卵针的末端指向一个发育中的子房(虫瘿)。

第 4 个访问的 *Apocrypta* sp. 仅在大果上产卵。它的寄生性表明，其产卵对象是发育中期的虫瘿。由于 *Apocrypta* sp. 的产卵器较短(2.63 ± 0.18 mm，$n = 10$)，故不可能对生长在果腔内层的虫瘿构成威胁。与下一种榕小蜂在资源空间上有所分化。

Sycoscapter trifemmensis 为最后到此榕果上产卵的榕小蜂。它具有这 5 种小蜂中最长的产卵器(13.4 ± 1.02 mm，$n = 15$)。长的产卵器，可以利用果内的各种资源(虫瘿)。但原位解剖 *Sycoscapter trifemmensis* 在果内产卵时产卵针的情况，发现 *Sycoscapter trifemmensis* 的产卵针并不是沿果的半径方向直接到达产卵对象，而是在虫瘿间窜行，可能穿越几个虫瘿寻找到它合适的产卵对象。榕果内的许多空瘿花可能是由这种小蜂的产卵行为所致。

2.3　自然种群数量分析

将 76 个自然出蜂的鸡嗉果榕榕果，以总蜂量为 50 的组间距进行分组，对各种榕小蜂的数量进行分组相关分析，结果见表 2。

Apocrypta sp. 对 2 种榕小蜂(*Ceratosolen gravelyi* 和 *Platyneura cunia*)在种群数量上呈负相关，但相关系数没有达到显著水平($P > 0.05$)，说明 *Apocrypta* sp. 对这 2 种非传粉榕小蜂的影响程度并不严重。除此之外，其他的各种榕小蜂之间为正相关。但是，只有 *Platyneura cunia* 和 *Sycoscapter trifemmensis* 与传

粉榕小蜂 *Ceratosolen gravelyi* 之间、*Sycoscapter trifemmensis* 与 *Platyneura cunia* 之间的正相关达到显著水平（$P < 0.05$）。非传粉榕小蜂的总量与传粉榕小蜂（*C. gravelyi*）数量之间为正相关（$P = 0.01$）。

表2 鸡嗉果榕榕小蜂种群数量相关性分析

Table 2 The correlation of population dynamics of fig wasps associated with *Ficus semicordata*

物种代码 Species code	样本 n	平均数 Mean	Apoc		Phil		Plat		Syco		NP	
			R	P	R	P	R	P	R	P	R	P
Poll	19	424	-0.002	0.99	0.185	0.45	0.662	0.002	0.585	0.009	0.578	0.01
Apoc	19	7	-		0.376	0.11	-0.184	0.45	0.143	0.56	0.349	0.14
Phil	19	22			-		0.141	0.56	0.289	0.23	0.692	0.001
Plat	19	11					-		0.534	0.02	0.575	0.01
Syco	19	32							-		0.868	<0.001
NP	19	72									-	

注：SAS的CORR程序分析各种榕小蜂之间的相关系数。种类代码见表1，NP为所有非传粉榕小蜂的总数量。n 为样本大小，Mean为各种榕小蜂种群数量的平均数，R 为相关系数，P 为概率。

Notes: Species code as Table 1. NP = total number of all non-pollinating fig wasps; n = sample size; Mean = average size of fig wasp population; R = correlation coefficients; P = probability.

3 讨论

不同种类的非传粉榕小蜂利用花序内不同的小花资源，表现在它们访问不同发育期的榕果。因此资源的分割与产卵行为（产卵时间分化）有关（Kerdelhue and Rasplus，1996），不同的非传粉榕小蜂有不同的产卵位置和对象，也反映了各种非传粉榕小蜂的生物学特性是不同的。

Apocrypta sp. 的种群数量与2种榕小蜂（*Ceratosolen gravelyi* 和 *Platyneura cunia*）的种群数量呈负相关（表2），表明 *Apocrypta* sp. 不是后者的寄生者就是资源的竞争者。*Apocrypta* 属的小蜂，被认为是传粉榕小蜂（*Ceratosolen*）的寄生者（Ulenberg，1985）；例如，它还寄生 *Platyneura*（*Apocryptophagus*）（Godfray，1988）。本文的结果也同样表明了 *Apocrypta* 可能是其寄主榕树内的 *Ceratosolen*（传粉榕小蜂）和 *Platyneura*（非传粉榕小蜂）的寄生蜂（parasitoid）。在我们所收集的单果原始资料中，*Apocrypta* sp. 的数量很低，也说明它处于营养级的高层。资料还显示 *Apocrypta* sp. 对后2种榕小蜂的数量有一定的抑制作用，从相关系数上来看，对 *Platyneura* 的抑制能力更强一些（$R = -0.184$）。

几乎与传粉榕小蜂（*Ceratosolen gravelyi*）同时产卵的 *Philotrypesis dunia*（图1），可能属于前者产卵位点的竞争者，这不同于王秋艳等（2003）观察结果，而类似于 Sycoecinae 亚科的非传粉榕小蜂在果内的产卵（van Noort and Compton，1996）。有报道指出 *Philotrypesis pilosa* 是 *Ceratosolen solmsi* 的寄居者（inquiline）（Abdurahiman and Joseph，1978）。不论是哪一种情况，在理论上，它的种群数量应该与传粉榕小蜂的数量呈负相关。然而，在本文中并没有得到证实，可能的原因是传粉榕小蜂进蜂量不同使我们无法侦测到这种效应，即建群者效应（foundresses effects）（West and Herre，1994）。

对于 *Platyneura cunia*，访问发育中期的鸡嗉果榕榕果，一般认为是造瘿（gall maker）种类（表1）。但是，在木爪榕雌果中发育的 *Platyneura* spp.，可以认为是种子的捕食者。本观察的结果表明，鸡嗉果榕的雄果内不存在雌雄同株那种将来发育成种子的子房，而且在雌果中没有发现此小蜂，所以该种小蜂一定不是种子的捕食者。由此推测，若它是真正的造瘿种类，它只能利用将来发育成败育花的那些子房；若它是寄生种类，它可利用的资源较多，有发育中的传粉榕小蜂和 *Philotrypesis dunia* 的虫瘿。然而根据本文统计结果，*Platyneura cunia* 与传粉榕小蜂呈显著的正相关（$R = 0.662$，$P = 0.002$）、与 *Philotrypesis dunia* 并无显著的相关性（$R = 0.141$，$P = 0.56$）。*Platyneura cunia* 很可能是部分利用（寄生）传粉榕小蜂，与王秋艳等（2003）的猜测相同，而且成比例地利用，原位解剖产卵针的结果可作为佐证。

Sycoscapter trifemmensis 在榕果的发育后期产卵于果内（图1），可能属于寄生者或寄居者。它的长

产卵器几乎可以利用果内全部资源，部分反映在出蜂的非传粉榕小蜂数量上最多(表2)。但它与传粉榕小蜂的数量有显著的正相关($R = 0.585$，$P = 0.009$)。这种榕小蜂可能利用传粉榕小蜂的幼虫所在虫瘿作为产卵对象。因此，在不严重减少传粉榕小蜂后代数量的同时，它增加自己的后代数量，以致于出现2种小蜂数量都较丰富的现象。这可能是资源可持续利用的生存策略之一。

从各种榕小蜂的单果平均数来看，传粉榕小蜂最多(424只)，而非传粉榕小蜂的总量并不与传粉榕小蜂的数量呈负相关关系；相反，它们之间为正相关($R = 0.578$，$P = 0.01$)。虽然以前许多研究认为，非传粉榕小蜂的存在对传粉榕小蜂的发生有着明显的负面影响(Compton *et al.*，1994；West *et al.*，1996；Bronstein，1999；Weiblen，2002)，但是本文的研究结果并没有支持这种观点。

共生关系在自然界中是普遍存在的，并且经常在生物有机体的各种水平上产生深刻的影响。互惠共生关系能增加生态系统上的多样性，因为共生的物种可以作为“生态系统的工程师”(ecosystem engineers)，为其他暂时不存在于此系统中的物种提供生境。例如，珊瑚虫促进形成珊瑚礁(Stachowicz and Hay，1999；Bruno *et al.*，2003)；灌木菌根与其寄主植物共生，能提高寄主植物的竞争能力，使两个寄主植物在一个地域内共存(Urcelay and Diaz，2003)；海葵鱼 *Amphiprion* 与海葵的共生体系中，可以为另一种热带小鱼(*Dascyllus*)间接提供生存空间(Schmitt and Holbrook，2003)。可以推测，在早期榕树与传粉榕小蜂发生共生联系时，就可能为其他非传粉榕小蜂提供了潜在的生境。

Yu(2001)认为共生体系也是一种资源。作为资源，它就有可能被其他物种利用，榕树与榕小蜂共生系统也不例外。无论榕小蜂是造瘿种类还是专性寄生种类，它们都以榕果内发育中的子房为食，因此可以把它看作是这个共生体系的寄生者。在鸡嗉果榕中，所有5种榕小蜂的雄虫均无翅，只有传粉榕小蜂的雄虫有开凿出蜂孔的本领。如果非传粉榕小蜂占用榕果内绝大多数发育中的子房，无论是竞争作用还是寄生作用，那么传粉榕小蜂将无可利用的资源繁殖自己的后代，也就没有传粉榕小蜂的雄虫，进而也就无法产生供所有榕小蜂出蜂的出蜂孔(至少在鸡嗉果榕中是这样)。其结果是所有榕小蜂都死在果内，任何一种榕小蜂都失去繁衍下一代的机会。这不应该是这些榕小蜂生活史的目的。所以，非传粉榕小蜂一方面要最大程度地利用果内的资源。另一方面，还要有限度地利用。这种利用可能受种群数量之间的负反馈机制的调节。一个没有有效后代的繁殖策略，不应该被生物所采用。而在有限的资源内，努力提高自己的适合度达到最大，是小到微生境、大到生物圈的多物种共存体系内各种生物所应共同采用的生存策略。

除榕小蜂以外的生物(昆虫)可能也对榕树与榕小蜂这个共生体系内各种榕小蜂的丰度有影响。例如，蚂蚁是榕小蜂最常见的捕食者。在鸡嗉果榕上，一般可以发现4种蚂蚁在活动。黄猄蚁 *Oecophylla smaragdina* Fabricius 是 *Philotrypesis* 和 *Sycoscapter* 的主要捕食者。一种细腰黑色蚂蚁(未鉴定)是 *Platyneura* 的捕食者。一种黑小体壮的蚂蚁(未鉴定)是传粉榕小蜂的捕食者。有研究发现(West *et al.*，1996；Weiblen *et al.*，2001)，寄主与寄生蜂之间作用强度是随着寄主的密度增高而增强的。若如此，果外产卵的非传粉榕小蜂在一个稳定的多种蚂蚁的捕食压力下，只有少数非传粉榕小蜂成功在果内产卵，从而使非传粉榕小蜂的数量不至于超过多物种共存最高限。这个榕树与榕小蜂体系以外的生物的作用，可能更为复杂。

在一个相对稳定的共生体系中，各资源利用者之间既相互竞争使各自的适合度最大，又要相互协调，以避免共生体系崩溃，从而达到共栖共存。

参 考 文 献(References)

Abdurahiman UC，Joseph KJ，1978. Cleptoparasitism of the fig wasps (Torymidae: Chalcidoidea) in *Ficus hispida* L. *Entomon*，3(2)：181 – 186.

Berg CC，Wiebes JT，1992. African Fig Trees and Fig Wasps. Amsterdam: North-Holland.

Bever JD，2002. Negative feedback within a mutualism: host specific growth of mycorrhizal fungi reduces plant benefit. *Proc. R. Soc. Lond.* B，269：2 595 – 2 601.

Bronstein JL，1999. Natural history of *Anidarnes bicolor* (Hymenoptera: Agaonidae)，a galler of the Florida strangling fig (*Ficus aurea*). *Flor. Entomol.*，82(3)：454 – 461.

Bruno JF，Stachowicz JJ，Bertness MD，2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol. Evol.*，18：119 – 125.

Compton SG，Hawkins BA，1992. Determinants of species richness in southern African fig wasp assemblages. *Oecologia*，91：68 – 74.

Compton SG，Rasplus JY，Ware AB，1994. African fig wasp parasitoid communities. In: Hawkins BA，Sheehan W eds. Parasitoid Community Ecology. Oxford: University Press. 343 – 368.

Cook JM，Rasplus JY，2003. Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs. *Trends Ecol. Evol.*，18(5)：241 – 248.

Godfray HCJ, 1988. Virginity in haplodiploid populations: a study on fig wasps. *Ecol. Entomol.*, 13: 283 – 291.

Janzen DH, 1979. How to be a fig. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 13 – 51.

Kerdelhue C, Rasplus JY, 1996. Non-pollinating Afrotropical fig wasps affect the fig-pollinator mutualism in *Ficus* within the subgenus *Sycomorus*. *Oikos*, 75: 3 – 14.

Molbo D, Machado CA, Sevenster JA, Keller L, Herre EA, 2003. Cryptic species of fig-pollinating wasps: Implications for the evolution of the fig-wasp mutualism, sex allocation, and precision of adaptation. *PNAS*, 100: 5 867 – 5 872.

Ramirez BW, 1970. Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution*, 24: 680 – 691.

SAS, 1992. SAS User's Guide. SAS Institute Inc, Cary, NC, USA.

Schmitt RJ, Holbrook SJ, 2003. Mutualism can mediate competition and promote coexistence. *Ecol. Letter*, 6(10): 898 – 902.

Stachowicz JJ, Hay ME, 1999. Mutualism and coral persistence: the role of herbivore resistance to algal chemical defense. *Ecology*, 80: 2 085 – 2 101.

Ulenberg SA, 1985. The Systematics of the Fig Wasp Parasites of the Genus *Apocrypta* Coquerel. Amsterdam: North-Holland.

Urcelay C, Diaz S, 2003. The mycorrhizal dependence of subordinates determines the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant diversity. *Ecol. Letter*, 6: 388 – 391.

van Noort S, Compton SG, 1996. Convergent evolution of *Agaonine* and *Sycoecine* (Agaonidae, Chalcidoidea) head shape in response to the constraints of host fig morphology. *J. Biogeogr.*, 23: 415 – 424.

Wang QY, Yang DR, Peng YQ, 2003. Pollination behaviour and propagation of pollinator wasps on *Ficus semicordata* in Xishuangbanna, China. *Acta Entomol. Sin.*, 46(1): 27 – 34.[王秋艳,杨大荣,彭艳琼, 2003. 西双版纳鸡嗉果榕小蜂繁殖和传粉行为. 昆虫学报,46(1): 27 – 34]

Weiblen GD, 2002. How to be a fig wasp. *Annu. Rev. Entomol.*, 47: 299 – 330.

Weiblen GD, Yu DW, West SA, 2001. Pollination and parasitism in functionally dioecious figs. *Proc. R. Soc. London Ser.* B, 268: 651 – 659.

West SA, Herre EA, 1994. The ecology of the New World fig-parasitizing wasps *Idarnes* and implications for the evolution of the fig-pollinator mutualism. *Proc. R. Soc. London Ser.* B, 258: 67 – 72.

West SA, Herre EA, Windsor DM, Green PRS, 1996. The ecology and evolution of the New World non-pollinating fig wasp communities. *J. Biogeogr.*, 23: 447 – 458.

Wiebes JT, 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 1 – 12.

Yu DW, 2001. Parasites of mutualisms. *Bio. J. Linn. Soc.*, 72: 529 – 546.

(责任编辑: 袁德成)